ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 51, 2, 2017

УДК 576.895.42

ОЧИННЫЙ КЛЕЩ *SYRINGOPHILOPSIS FRINGILLA* (FRITSCH) (ACARI: TROMBIDIFORMES: SYRINGOPHILIDAE): СТРОЕНИЕ РЕЦЕПТОРНЫХ ОРГАНОВ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ ПИТАНИЕ ПАРАЗИТА В ОЧИНЕ ПЕРА

© С. А. Леонович, С. А. Филимонова

Зоологический Институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199064

Поступила 27.10.2016

Строение рецепторных органов пальп и хелицер очинного клеща *Syringophilopsis fringilla* (Fritsch, 1958) исследовали с использованием методов растровой и трансмиссивной электронной микроскопии. На тарзальном сегменте пальп обнаружены 8 сенсилл 3 типов: 2 контактные хемо-механорецепторные сенсиллы, 1 дистантная хеморецепторная (обонятельная) сенсилла и 5 тактильных механорецепторных сенсилл. Все остальные сенсиллы, расположенные на базальных отделах пальп и на стилетах хелицер, представлены исключительно тактильными механорецепторами. В подвижном пальце хелицер обнаружена проприоцепторная сенсилла, видоизмененные реснички дендритов 5 рецепторных нейронов которой следуют во внутренней несклеротизованной сердцевине стилета и оканчиваются на разных уровнях в его апикальной части, прикрепляясь к электронно-плотным стержням, связанным со склеротизованной оболочкой стилета. Авторы предполагают, что проприоцепторная сенсилла стилета регистрирует силу давления стилета подвижного пальца на внутреннюю стенку очина пера при ее прорезании, а сенсиллы пальп определяют оптимальное место для этого процесса.

Ключевые слова: рецепторы, пальпы, стилет, электронная микроскопия, *Syringophilopsis fringilla*.

Очинные клещи рода *Syringophilopsis* (сем. Syringophilidae) объединяют более трех десятков видов паразитов, обитающих в очинах маховых перьев воробьиных птиц (Hendricks et al., 2013). Это моноксенные паразиты, весь цикл развития которых протекает внутри очина. Все клещи сем. Syringophilidae питаются лимфой хозяев, прокалывая ротовыми органами стенку очина (Kethley, 1971); некоторые из них наносят существенный вред птицеводству и являются головной болью многих любителей, содержащих птиц в домашних условиях. Сирингофилез, или перьевая чесотка, выражается в обламывании маховых перьев крыльев и рулевых перьев хвоста и развивающейся анемии птиц (Skoracki, 2008; Skoracki et al., 2011).

Самки клещей проникают в очии развивающегося пера через небольшое отверстие на границе очина и ствола пера — верхний пупок (umbilicus superior), после чего в нижней части очина отыскивают место, в котором острыми стилетами прорезают стенку очина и питаются лимфой.

Строение ротовых органов самок *Syringophilopsis fringilla* (Fritsch, 1958) и механизм их работы подробно исследованы в работе Филимоновой и Миронова (Filimonova, Mironov, 2010). В то же время неясными остаются вопросы, связанные с определением места для проникновения самок-производительниц в новое перо, определением места для прокалывания стенки очина, покиданием очина клещами, и с другими вопросами, связанными со строением и работой органов чувств очинных клещей, в частности связанных с пальпами и хелицерами этих членистоногих.

Рецепторы, расположение на пальпах и хелицерах клещей, играют важнейшую роль в обеспечении процесса питания (Alberti, Coons, 1999; Dunlop, Alberti, 2008). В то же время для многих групп клещей сведения о строении этих рецепторов остаются весьма фрагментарными.

Рецепторы пальп наиболее полно изучены у представителей отряда Parasitiformes, включая основные группы иксодоидных клещей (Ixodoidea) (Wallade, Rice, 1982; Ivanov, Leonovich, 1983; Leonovich, Dusbabek, 1991; Леонович, 2005, и др.), и некоторых представителей гамазовых (мезостигматических) клещей (Liu, Peng, 1990; Леонович, 1998a; Alberti, Coons, 1999, и др.). В этих группах клещей рецепторы пальп представлены хемо-механорецепторными сенсиллами, определяющими место для кровососания (у иксодовых клещей) или объект питания (у свободноживущих гамазовых клещей). У представителей Ixodoidea хеморецепторные сенсиллы пальп представлены двумя типами органов, один из которых обеспечивает питание, а второй — копуляцию (Leonovich, Dusbabek, 1991; Sonenshine, 2004).

Пальпальные рецепторы акариформных клещей значительно более обширной в таксономическом отношении, морфологическом разнообразии и числе видов группы, объединяющей 95 надсемейств и около 40 тыс. описанных видов (Mironov, Bochkov, 2009), изучены весьма фрагментарно (Nuzzaci, Alberti, 1996; Alberti, 1998; Alberti, Coons, 1999; Alberti, Dabert, 2012; Alberti, Kitajima, 2014, и др.). В разных группах клещей на пальпах были обнаружены тактильные механорецепторные и хемо-механорецепторные сенсиллы в разных комбинаяциях; в основном, за редкими исключениями, сенсорное вооружение пальп представлено тактильными механорецепторными сенсиллами.

Рецепторы хелицер также лучше всего изучены у представителей паразитиформных клещей (Wallade, Rice, 1977, 1982; Данилов, 1987, 1988; Alberti, Coons, 1999; Di Palma et al., 2006; Phillis III, 2006; Dunlop, Alberti, 2008), особенно у иксодовых (Ixodoidea). В этой группе рецепторы хелицер представлены «безволосковыми» сенсиллами (терминология см.: Леонович, 2005), видимыми на поверхности хелицер как маленькие ямки, группы ямок или поровые поля небольшого размера. «Ямки» (воронковидные углубления) соединяются с трубчатыми тельцами — характернейшими признаками тактильных механорецепторов. Группы ямок иннервируются несколькими рецепторными нейронами, апикальные отделы дендритов которых заканчиваются у пор в углублениях ямок. Электрофизиологические исследования показали, что группы ямок относятся к тактильным хеморецепторам, а поровые поля — к терморецепторам (Wallade, Rice, 1977, 1982). Тактильные хеморецепторы хелицер иксодовых клещей реагируют на генитальный половой феромон, обеспечивая успешную копуляцию (Sonenshine, 2004), а также реагируют на фагостимулянты, обеспечивая питание клещей кровью (Soares et al., 2012, 2013).

Хелицеральные рецепторы акариформных клещей фрагментарно исследованы в целом ряде публикаций (Bruce et al., 1993; Nuzzaci, Alberti, 1996; Di Palma et al., 2009; Alberti et al., 2011; Alberti, Dabert, 2012, etc.). Вместе с тем в большинстве цитированных работ остается неясным, связаны ли обнаруженные внутри хелицер дендриты сенсорных нейронов с какими-либо наружными структурами на поверхности хелицер, т. е., работают ли они как экстероцепторы, как это наблюдается у иксодовых клещей, или нет. Поры на вершине стилета хелицер, связанные с рецепторными дендритами, обнаружены у клещей-плоскотелок рода *Brevipalpus* (Tenuipalpidae) (Alberti, Kitajima, 2014). Проприоцепторы внутри хелицер, регистрирующие работу мышц — ретракторов, описаны у почвенного клеща *Archegozetes longisetosus* Aoki, 1958 (Oribatida) (Alberti et al., 2011).

Целью данной работы явилось исследование органов чувств очинного клеща *Syringophilopsis fringilla* — паразита маховых перьев зяблика, а именно — рецепторов, связанных с пальпами и хелицерами клещей, непосредственно отвечающих за процесс питания, основной процесс, обеспечивающий выживание клеща в очине пера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Самки клещей *S. fringilla* были собраны с зябликов *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 (Passeriformes: Fringillidae), отловленных в заповеднике Куршская Коса Калининградской обл. и отпущенных после взятия материала. Клещи были извлечены из очинов нескольких (1—2) первостепенных или второстепенных маховых перьев, зараженных клещами. Для исследования в растровом электронном микроскопе (РЭМ) клещей фиксировали в 70%-ном этиловом спирте, очищали в ультразвуковой ванне, затем помещали в гексаметилдисилазан (HMDS) (Braet et al., 1997) и высушивали на воздухе, либо обезвоживали в ацетоне и высушивали в установке критической точки Hitachi HCP—2 с использованием жидкой двуокиси углерода в качестве рабочего агента. После этого клещей наклеивали на алюминиевые столики-подложки при помощи двусторонней липкой ленты, напыляли платиной в установке Eiko IB—5 и исследовали в РЭМ Hitachi S—570. Для изучения в трансмиссивном электронном микроскопе (ТЭМ) клещей фиксировали в 2.5%-ном растворе глютаральдегида в 0.1М фосфатном буфере (pH 7.4), затем помещали в свежий раствор фиксирующей жидкости и через несколько дней дофиксировали 2%-ным раствором OsO_4 в том же буфере. Обезвоженные в серии спиртов препараты заливали в полимерную смолу Epon 812. Тонкие срезы изготавливали на ультрамикротоме Leica, контрастировали в растворе уранилацетата и цитрата свинца и исследовали в трансмиссивном электронном микроскопе Zeiss LEO 900 и Morgagni 258. Исследованные в РЭМ и ТЭМ препараты фотографировали непосредственно на цифровые носители. Результаты исследования проиллюстрированы снимками, снятыми в РЭМ и ТЭМ, а также рисунками (рис. 1—6).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Клещи *S. fringilla* характеризуются типичным для представителей рода вытянутым телом длиной примерно 1 мм (рис. 1, *А*, см. вкл.). Подвижный палец хелицер (стилет) может выдвигаться из вершины гипостома (рис. 1, *Б*). Пара стилетов двигается независимо друг от друга, обеспечивая прорезание стенки очина; внутренняя поверхность стилета характеризуется продольной бороздой (рис. 1, *В*). Стилеты могут быть полностью втянуты в гипостом и снаружи не видны (рис. 1, *Г*).

На апикальной поверхности каждой пальпы располагается 8 сенсилл (рис. 1, *Г*, *Д*) — 2 длинные базиконические (*a1* и *a2* на рис. 1, *Д*), 1 короткая базиконическая (*b* на рис. 1, *Е*) и пять трихоидных (*m1*—*m5* на рис. 1, *Е*). Пара трихоидных сенсилл видна у вершины гипостома (рис. 1, *Б*).

На поперечном срезе, проходящем через вершину тарзального членика пальпы, отчетливо выявляется 8 групп рецепторных нейронов, каждая из которых окружена собственной оберточной клеткой (рис. 2, *А*, см. вкл.; схема на рис. 4, *Д*). Как у всех клещей, рецепторные нейроны, иннервирующие волосковые (наружные) отделы сенсилл, биполярные. Их дендриты на вершинах несут видоизмененные реснички формулы $9 \times 2 + 2$ (рис. 2, *А*). Общее количество рецепторных нейронов всех 8 сенсилл $[(7+2) + (7+2) + 6 + 2 + 2 + 2 + 2 + 2]$ составляет 34 клетки (рис. 2, *А*; схема на рис. 4, *Д*). Пальпальный нерв, объединяющий аксоны рецепторных нейронов, следующих в нервный ганглий, сформирован 34 аксонами, что точно соответствует количеству нейронов в составе совокупности пальпальных сенсилл (рис. 2, *Б*).

Сопоставление особенностей расположения наружных отделов (волосков) сенсилл (рис. 1, *Д*) и их клеточных отделов (рис. 2, *А*) позволяет четко определить количество рецепторных нейронов в составе каждой из сенсилл, а исследования строения их воспринимающего аппарата (волоска и связанных с ним апикальных отделов рецепторных ресничек) позволяют с большой долей уверенности определить модальность (Леонович, 2005).

Наиболее многочисленные трихоидные сенсиллы *m1*—*m5* содержат по 2 рецепторных нейрона, окруженных оберточной клеткой (рис. 1, *А*, *В*; 2, *Д*). Волосковый отдел сенсилл этого типа полый в самом базальном отделе (рис. 2, *Г*) и стержневидный в основной части (рис. 2, *Д*). Реснички двух нейронов окружены кутикулярной (в литературе по рецепторам иногда называемой сколопоидной) оболочкой и заканчиваются у основания волоска, не заходя в его полость (рис. 2, *Г*). В этом районе кутикулярная оболочка формирует ребра жесткости (рис. 2, *Г*, *Е*), а в ресничках обнаруживаются трубчатые тельца — характернейшая черта строения тактильных механорецепторов клещей (Ivanov, Leonovich, 1983; Леонович, 2005) (рис. 2, *Г*, *Е*). В районе трубчатых телец сколопоидная оболочка рецепторных ресничек соединяется со стенкой канала дополнительной мембраной при отклонении волоска деформирующей трубчатые тельца и запускающей генерацию потенциалов действия (подробнее см.: Леонович, 2005).

К ст. С. А. Леоновича и С. А. Филимоновой, с. 124

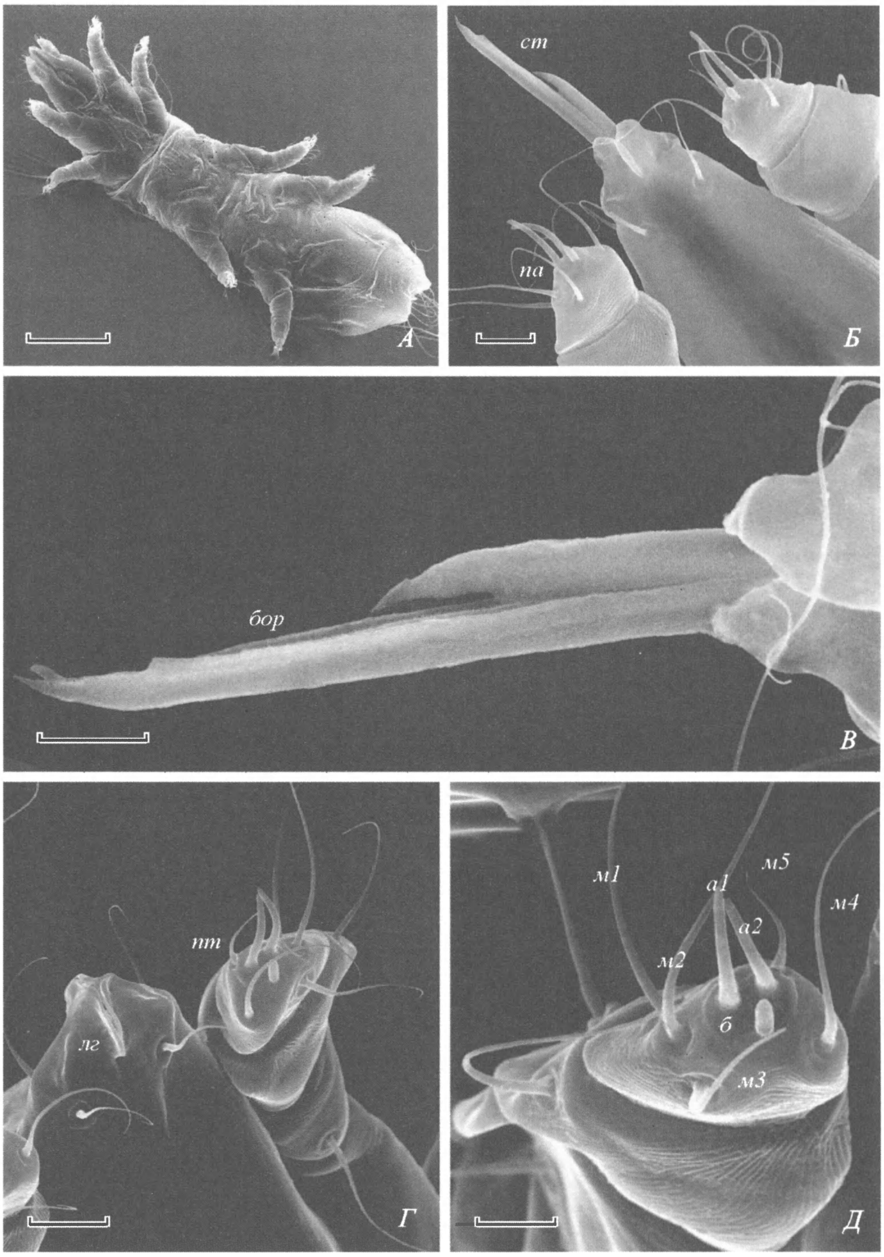

Рис. 1. Строение пальп и хелицер самки *Syringophilopsis fringilla* в растровом электронном микроскопе.

А — самка с вентральной стороны; *Б* — гнатосома с вентральной стороны; *В* — частично выдвинутые стилеты; *Г* — латеральные губы малапофиз, скрывающие втянутые стилеты и тарзальный членик левой пальпы; *Д* — апикальная поверхность пальтарзуса с 8 сенсиллами 3 типов. Сенсиллы пальпального органа: *а1*—*а2* — базиконические волоски двух контактных хемо-механорецепторных сенсилл; *б* — короткий волосок дистантной (обонятельной) сенсиллы; *м1*—*м5* — тактильные (механорецепторные) сенсиллы; *гн* — гнатосома; *бор* — бороздка на подвижном пальце стилета; *лг* — латеральные губы малапофиз; *ст* — стилет; *пт* — апикальный сегмент пальпы. Масштабные линейки, µm: *А* — 200, *Б* — 20, *В* — 10, *Г* — 15, *Д* — 8.

Fig. 1. Structure of palps and chelicerae of *Syringophilopsis fringilla* female in a scanning electron microscope.

К с. 124

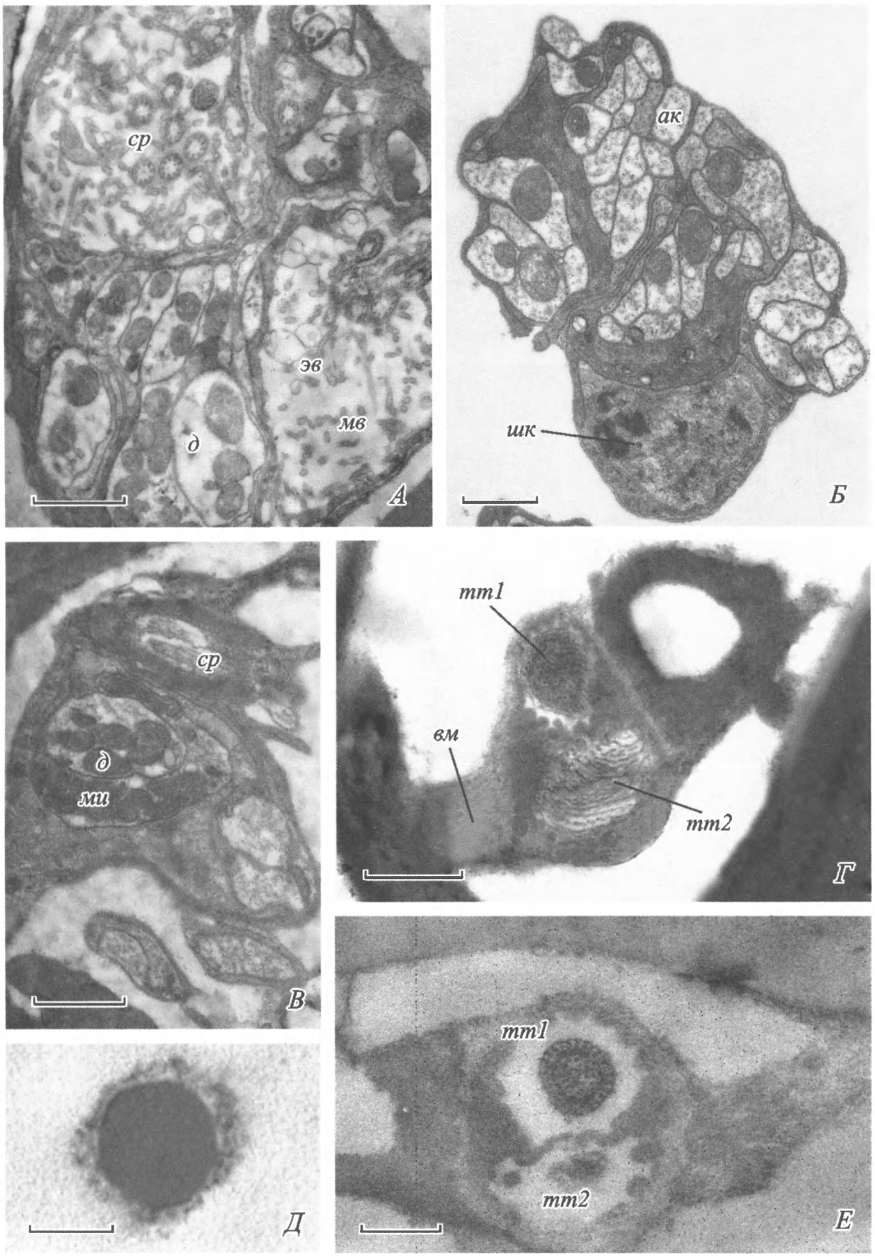

Рис. 2. Рецепторы пальп в трансмиссивном электронном микроскопе.

А — поперечный срез через совокупность сенсилл на верхушке пальпы; *Б* — поперечный срез через пальпальный нерв; *В* — дендриты тактильных механорецепторных сенсилл; *Г* — трубчатые тельца механорецепторных нейронов у основания сенсиллы; *Д* — стержневидный волосок тактильной сенсиллы пальпального органа; *Е* — дополнительная мембрана (*вм*) и особенности ее крепления к кутикулярной оболочке трубчатых телец (*тт*) базальнее места закрепления. *ак* — аксоны рецепторных нейронов, *мв* — микроворсинки оберточной клетки, *ми* — митохондрия, *шк* — шванновская клетка, *ср* — реснички апикального отдела рецепторного дендрита, *д* — дендрит рецепторного нейрона. Масштабные линейки, μm: *А*, *Б* — 1; *В*, *Г*, *Е* — 0.3; *Д* — 1.

Fig. 2. Palpal receptors of *S. fringilla* in a transmitting electron microscope.

Схема строения воспринимающего аппарата сенсилл такого типа — классических тактильных механорецепторных сенсилл — представлена на рис. 4, *Б*. К этому типу относятся как 5 сенсилл (*m1—m5*) пальп, так и сенсиллы вершины гнатосомы (рис. 1, *Б*).

Длинные базиконические сенсиллы *a1—a2* иннервируются 9 нейронами каждая (рис. 2, *А*; 4, *Д*). Нейроны образуют 2 группы — из 7 и 2 клеток соответственно, окруженные дистальной и базальной оберточными клетками. Проксимальные отделы дендритов группы из 7 нейронов окружены общей базальной оберточной клеткой (рис. 2, *А*; 4, *Д*). Проксимальные отделы дендритов заполнены митохондриями, дистальные отделы (реснички) проникают в экстраклеточную вакуоль, сформированную дистальной оберточной клеткой и выстланную многочисленными микроворсинками (рис. 2, *А*; 4, *Д*). Структура реснички, как и в случае тактильных механорецепторных сенсилл, определяется формулой $9 \times 2 + 2$. Дендриты 2 и 7 нейронов в составе сенсиллы образуют независимые группы (рис. 2, *А*; 4, *Д*), следующие к основанию волоска в общем канале (рис. 3, *А*, см. вкл.). Две клетки заканчиваются у основания волоска, формируя трубчатые тельца (рис. 3, *А*, *Б*), остальные следуют в полость волоскового отдела сенсиллы (рис. 3, *В*, *Г*) где, не ветвясь, следуют почти до вершины. Подобная структура в общих чертах соответствует строению хемо-механорецепторных сенсилл клещей.

Короткая базиконическая сенсилла (*b* на рис. 1, *Е*) иннервируется 6 рецепторными нейронами, которые не разделяются на группы и не образуют трубчатых телец у основания полого короткого базиконического волоска. Реснички дендритов рецепторных нейронов разветвляются в полости тонкостенного волоска (рис. 3, *Д*). Учитывая чрезвычайно мелкий размер волоскового отдела, большой удачей представляется обнаружение пор в стенках волоска (рис. 3, *Е*). В целом подобная структура соответствует строению обонятельных сенсилл клещей и относится к однополостным пористым сенсиллам (подробнее см.: Леонович, 2005).

Подвижный палец хелицер подразделяется на 2 отдела: на базальный отдел, или рычаг (lever), и дистальную часть, собственно стилет. В спокойном состоянии подвижный палец напоминает полуоткрытый карманный нож, в котором рычаг представляет собой ручку ножа, а стилет его лезвие. Именно мышцы рычага обеспечивают выдвижение стилета (Filimonova, Mironov, 2010).

На поперечных срезах через стилеты очинного клеща мы обнаружили сенсорные структуры. В частности, в районе рычага, в той его части, которая удалена от поверхности, были обнаружены отчетливо выраженные дендриты рецепторных нейронов, образующих рецепторные реснички на дистальных поверхностях (рис. 5, *А*, см. вкл.).

Рецепторные реснички 5 нейронов были найдены и в проксимальной части рычага (рис. 5, *Г*; 6, *Б*), эти реснички были обнаружены и в стилете (рис. 5, *В*). При этом в проксимальной части стилета в месте его «перегиба» (отхождения от рычага) никаких сенсорных структур не обнаружено (рис. 5, *Б*). Дендриты сенсорных нейронов входят в стилет в месте перехода «ручки» в «лезвие» (рис. 5, *В*; 6, *А*, *В*).

Стоит заметить, что нам не удалось проследить связь между ресничками рецепторных нейронов, проходящими в полости рычага, с обнаружен-

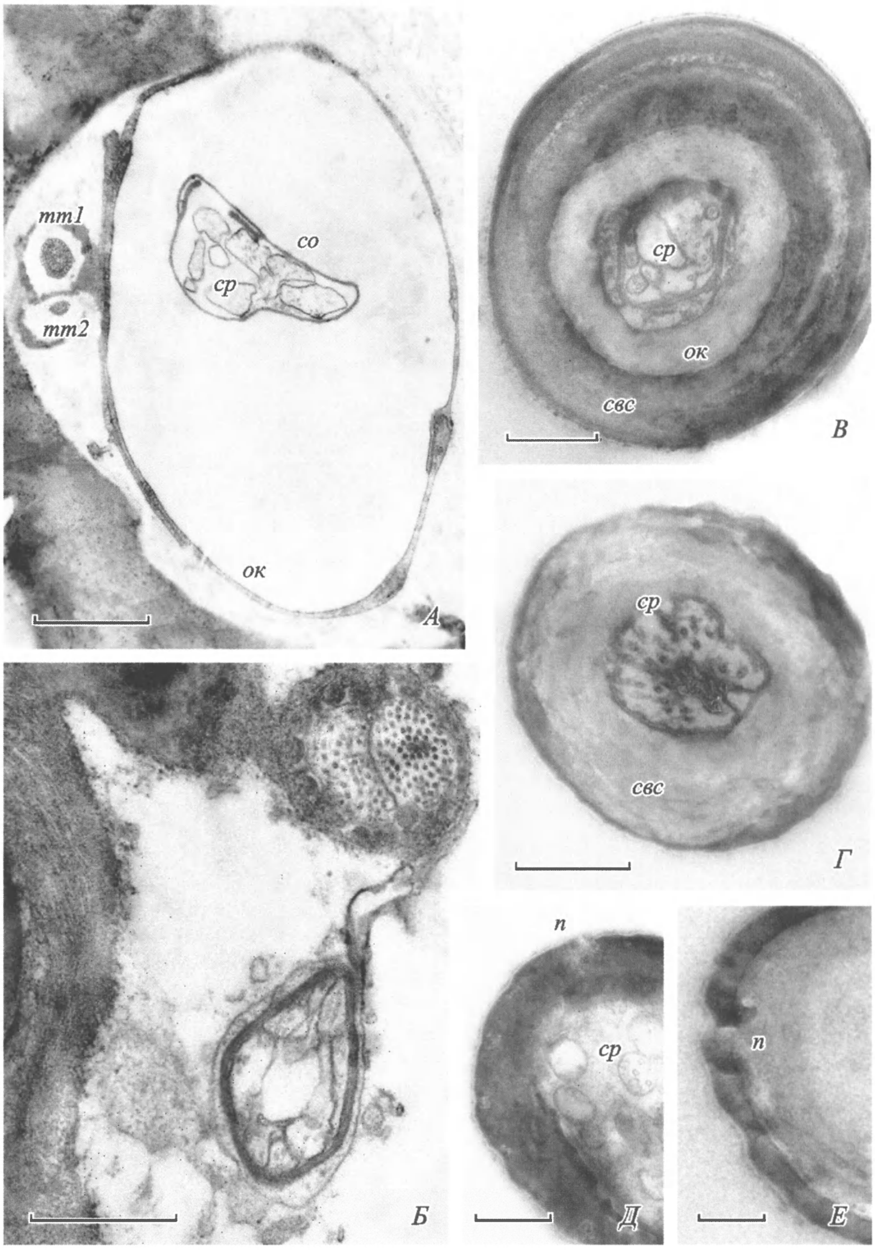

Рис. 3. Апикальные (рецепторные) отделы сенсилл пальпального органа.

А — поперчный срез под основанием базиконического волоска *а1*; *Б* — то же, сенсилла *а2*; *В*, *Г* — поперечные срезы сенсилл типа *а* в базальной (*В*) и апикальной (*Г*) областях; *Д*, *Е* — участки волосковых отделов сенсиллы типа *б*. *со* — кутикулярная оболочка (футляр) вокруг ресничек рецепторных дендритов; *ок* — оберточная клетка; *свс* — кутикуляная стенка волоскового отдела сенсиллы; *п* — пора. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—2. Масштабные линейки, μm: *А* — 0.5; *Б*, *В*, *Д*, *Е* — 0.1; *Г* — 0.05.

Fig. 3. Apical (receptor) parts of palpal sensilla.

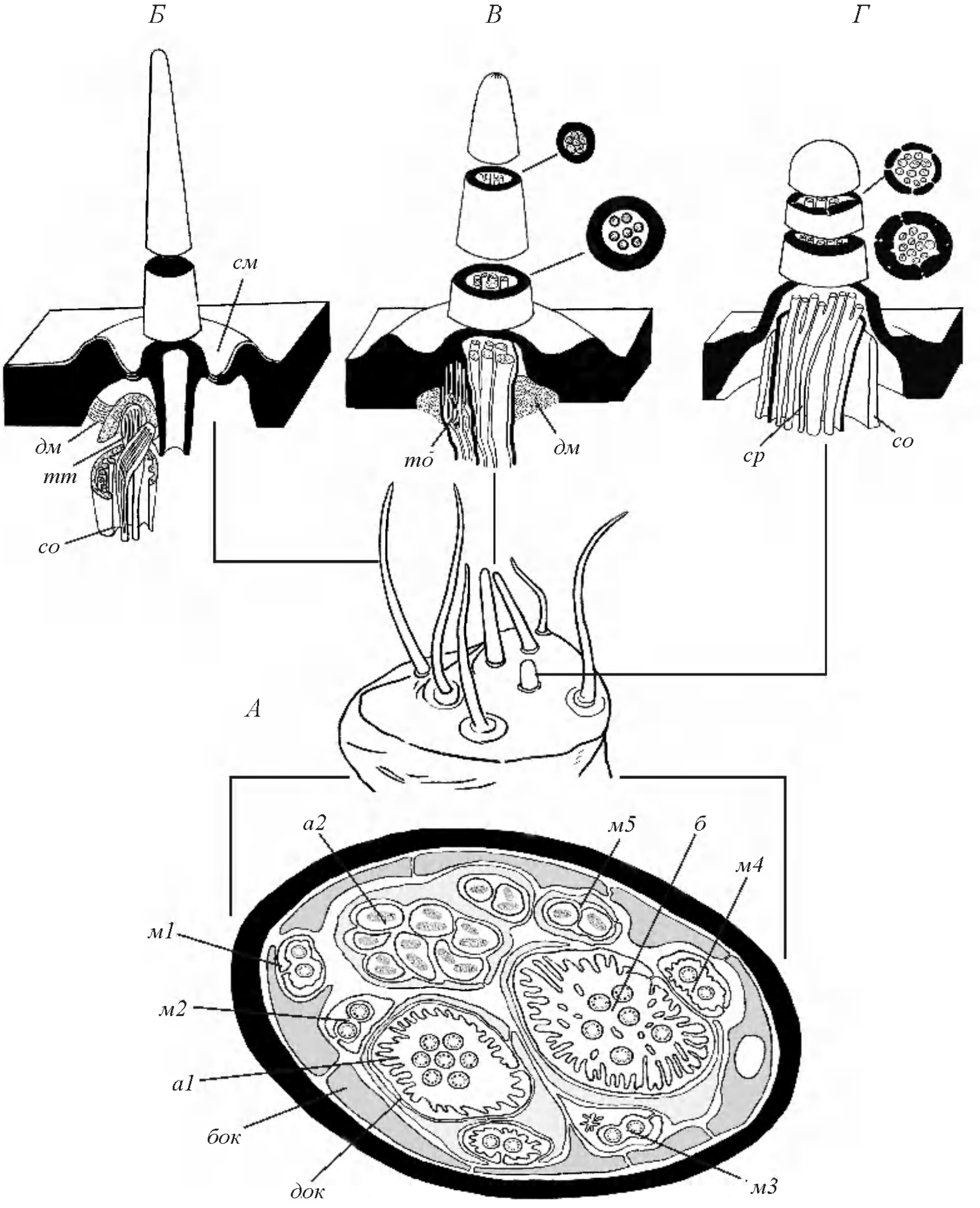

Рис. 4. Схема строения пальпальных сенсилл очинного клеща *Syringophilopsis fringilla.*

А — расположение трех типов сенсилл (*а*, *б*, *м*) на апикальной поверхности пальпы, *Б*—*Г* — тонкое строение сенсилл пальп: *Б* — тактильная механорецепторная сенсилла (*м1*—*м5*), *В* — базиконическая хеморецепторная сенсилла типа *а* (*а1*—*а2*), Г — базиконическая обонятельная сенсилла типа *б*, *Е* — рецепторные реснички и оберточные клетки сенсилл пальп (поперечный срез) в апикальной части тарзального сегмента. *бок* — базальная оберточная клетка, *док* — дистальная оберточная клетка, *см* — сочленовная мембрана. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

Fig. 4. Scheme of fine structure of palpal sensilla in the quill mite *S. fringilla.*

К с. 125

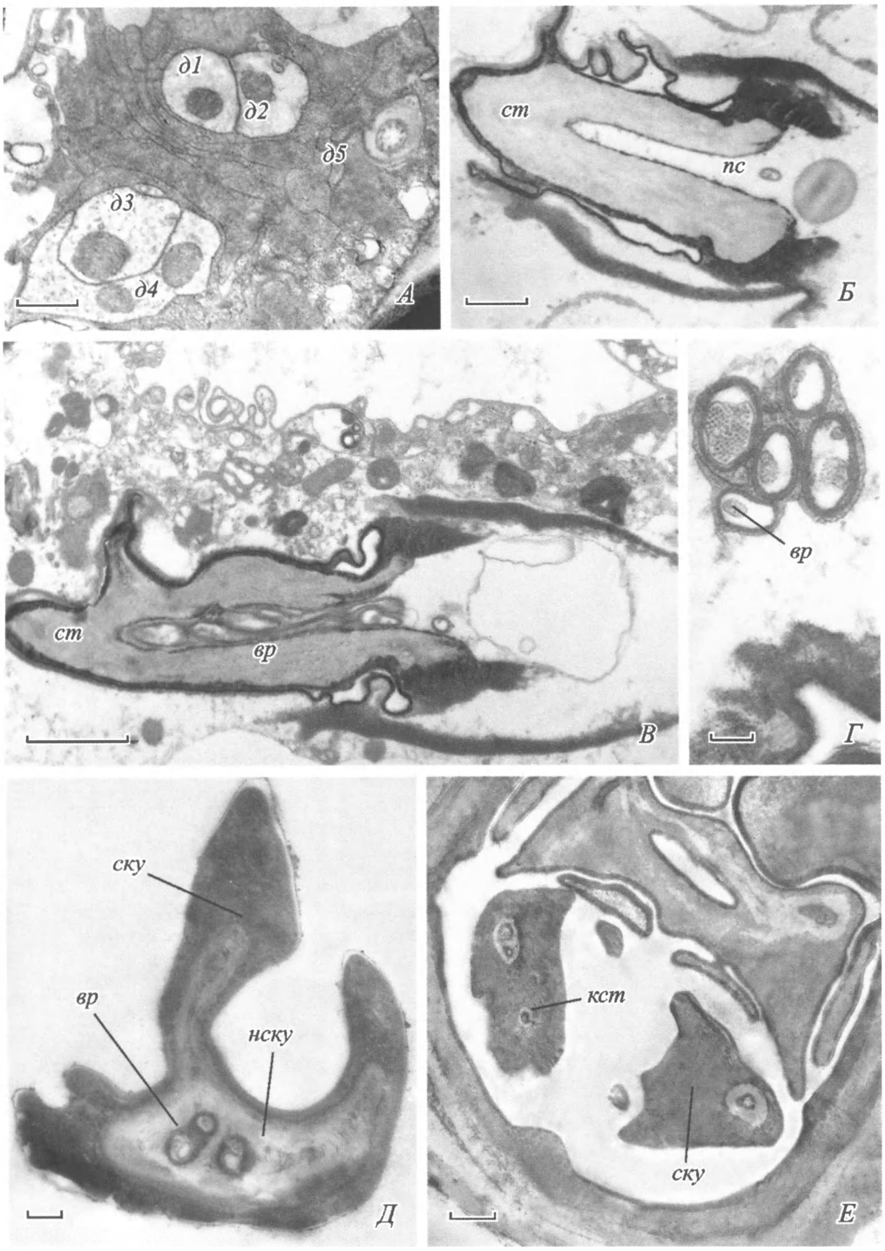

Рис. 5. Тонкое строение сенсиллы стилета по данным электронной микроскопии.

А — дендриты и реснички рецепторных нейронов сенсиллы стилета, *Б* — проксимальная часть стилета без рецепторных элементов и с внутренней полостью (срез *7* на рис. 6), *В* — косой срез через стилет (между срезами *6* и *7* на рис. 6), *Г* — сенсорные реснички дендритов вблизи кутикулярной стенки рычага (*си*), *Д* — поперечный срез стилета (срез *5* на рис. 6), *Е* — поперечный срез ротовых органов с парой стилетов (срезы *2* и *3* на рис. 4). *пс* — полость стилета, *вр* — видоизмененные реснички, *кст* — кутикулярный стержень, *нску* — «мягкая» несклеротизованная кутикула, *ску* — склеротизованния кутикула стилета. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4. Масштабные линейки, µm: *А* — 0.6; *Б*, *В* — 2; *Г*, *Д* — 0.5; *Е* — 1.

Fig. 5. Fine structure of the stylet sensillum in the quill mite *S. fringilla* in transmitting electron microscope.

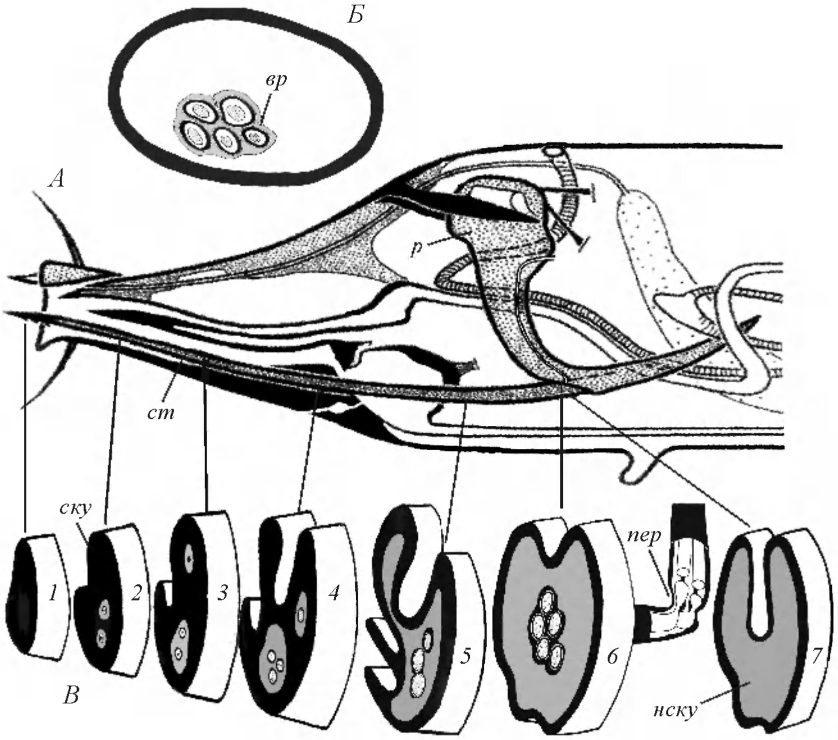

Рис. 6. Схема сагиттального среза через гнатосому очинного клеща *Syringophilopsis fringilla* (по: Filimonova, Mironov, 2010, с изменениями) (*А*) и детали строения сенсиллы стилета (*Б*, *В*).

А — схема ротовых частей, показывающая взаимное расположение базальной части (рычага) и дистальной части (стилета) подвижного пальца хелицеры; *Б* — реснички дендритов сенсорных нейронов в рычаге, окруженные общей кутикулярной оболочкой; *В* — серия срезов через стилет от самого дистального (*1*) до самого базального (*7*) отдела. *пер* — перегиб сенсорных ресничек при втянутом стилете, *р* — рычаг (lever) стилета. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—5.

Fig. 6. Scheme of arrangement of mouthparts in *S. fringilla* (from Filimonova, Mironov, 2010, with changes) and the structure of the stylet sensillum.

ными примерно в том же районе базальными частями дендритов (рис. 5, *А*), поэтому утверждать наверняка, что перикарионы рецепторных нейронов находятся вблизи базальной стенки рычага, мы не можем. Возможно, перикарионы нейронов лежат ближе к ганглию, а обнаруженные нами принадлежат какой-либо иной сенсилле. Заметим, впрочем, что для установления возможной модальности сенсиллы и ее функционального значения место локализации перикарионов никакого значения не имеет.

Внутри стилета рецепторные реснички в собственных кутикулярных (сколопоидных) оболочках проходят в центральной, слабо склеротизованной сердцевине стилета (рис. 5, *Д*, *Е*; 6, *В*). На сериях срезов было показано, что ни одна из рецепторных ресничек не подходит к наружной стенке стилета, но все они заканчиваются в его полости на разных уровнях (рис. 5, *Е*; 6, *В*). Вершина каждой реснички крепится к жесткому кутикулярному стержню, соединяющему ресничку со склеротизованной наружной частью стилета (рис. 5, *Г*; 6, *В*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования показали, что на пальпах очинного клеща *S. fringilla* находятся 8 сенсилл 3 типов — 5 тактильных механорецепторных сенсилл разной длины, 2 базиконические хемо-механорецепторные сенсиллы и единственная обонятельная сенсилла.

S. fringilla (сем. Syringophilidae, надсем. Cheyletoidea) принадлежит к парвотряду Eleutherengona инфраотряда Prostigmata (Mironov, Bochkov, 2009). Пальпальные рецепторы были детально изучены у кровососущих представителей другого парвотряда (Anystina) того же инфраотряда, а именно — у представителей сем. Trombiculidae (роды *Walchia*, *Helenicula*, *Microtrombicula*, *Ascoschoengastia*, *Leptotrombidium*, *Myotrombicula*, *Odontacarus*, *Euschoengastia*, *Hirzutiella* и *Ericotrombidium)* (Леонович, 1994). У личинок краснотелок на пальпах присутствует несколько тактильных механорецепторных сенсилл (4 у *Walchia*; 5 у *Helenicula*; 6 у *Microtrombicula* и *Ascoschoengastia* и 7 у *Leptotrombidium*, *Myotrombicula*, *Odontacarus* и *Euschoengastia*), а также у всех изученных видов единственный соленидий (palptarsala) (Goff et al., 1982), по своей ультраструктуре относящийся к однополостным тонкостенным пористым сенсиллам, т. е. органам обоняния (Леонович, 2005). Кроме того, у представителей родов *Hirzutiella* и *Ericotrombidium* на пальпах обнаружен единственный эупатидий — короткая гладкая сета, по ультраструктурным характеристикам относящаяся к однополостным хеморецепторным сенсиллам с неветвящимися ресничками дендритов в полости, лишенная также механорецепторных нейронов с трубчатыми тельцами у основания (Леонович, 1994).

Отметим, что у представителей паразитиформных клещей сенсорное вооружение пальп включает контактные хеморецепторные сенсиллы двух типов, различающиеся как морфологически, так и функционально (Leonovich, Dusbabek, 1991; Leonovich, 1998; Alberti, Coons, 1999). При помощи контактных хемо-механорецепторных сенсилл паразитиформные клещи (иксодовые и гамазовые) определяют объект питания (кровососущие виды, место для кровососания) и полового партнера. Обонятельные сенсиллы типа соленидиев на пальпах паразитиформных клещей отсутствуют (Леонович, 2005).

Можно высказать предположение, что у очинного клеща *S. fringilla* именно сенсиллы пальп играют основную роль как в поиске umbilicus superior в развивающемся пере, так и в определении места для прокалывания стенки очина. Возможно, поэтому на пальпах этих клещей, кроме обычного для Eleutherengona соленидия и тактильных механорецепторов, располагаются 2 хемо-механорецепторные сенсиллы.

Отметим, кстати, что структура пальпального органа в пределах инфраотряда Prostigmata (по крайней мере у изученных представителей парвотрядов Anystina и Euletherengona) в целом сходна и в то же время сильно отличается от таковой мезостигматических клещей (Леонович, 1998б; Coons, Alberti, 1999), что может служить косвенным подтверждением существующих таксономических представлений (Mironov, Bochkov, 2009).

Сенсилла стилета очинного клеща также отличается весьма своеобразным строением. Наиболее полно «внутренние» сенсиллы хелицер исследованы у иксодовых клещей. Во всех известных случаях сенсиллы хелицер, т. е. сенсиллы, дендриты и рецепторные реснички которых проходят в кутикуле хелицеры, заканчиваются какой-либо поверхностной структурой (ямкой, пористым полем и др.) на боковой поверхности стилета, выполняя роль хемо-, термо- или проприоцепторов, при этом проприоцепторные сенсиллы содержат трубчатые тельца, ориентированные перпендикулярно боковой поверхности стилета, т. е. представляют собой видоизмененные специализированные экстерорецепторы (Данилов, 1987, 1988; Леонович, 2005; Soares et al., 2013).

В нашей работе на сериях срезов, исследованных в электронном микроскопе, было однозначно показано, что вершины 5 клеток сенсиллы стилета не следуют к латеральной поверхности подвижного пальца хелицер, но заканчиваются в слабо склеротизованном внутреннем слое, прикрепляясь к жестким кутикулярным стержням, соединенным со склеротизованной кутикулой (рис. 6).

Своеобразные аналогии такому строению апикального отдела ресничек рецепторных дендритов мы находим в некоторых типах хордотональных сенсилл насекомых, где апикальные отделы слабо дифференцированных ресничек, находящиеся в кутикулярном футляре, жестко фиксируются при помощи особой кутикулярной шапочки, соединенной со склеротизованной кутикулой покровов (Yack, 2004). В ряде случаев такие сенсиллы работают, как рецепторы растяжения-сжатия (Lee, Craig, 2009).

В нашем случае такая структура может работать, как проприоцептор, определяющий силу нажатия стилета на внутреннюю стенку очина пера. При этом весьма вероятны небольшие деформации в субпроксимальном отделе стилета (отметим, что в этом районе склеротизованные стенки стилета довольно тонкие, а основная его часть заполнена рыхлой слабосклеротизованной кутикулой (рис. 5, *Е*). Сенсорные дендриты заканчиваются в кутикуле стилета на разных уровнях (рис. 6, *Д*), таким образом, возможно, происходит определение степени давления, которое оказывает стенка очина на прорезающий ее стилет (чем сильнее деформация, тем большее количество рецепторных клеток стимулируется).

Таким образом, в ходе наших исследований методами электронной микроскопии было впервые изучено строение рецепторов пальп и стилета у представителя очинных клещей сем. Syringophilidae и на основании морфологических данных проанализирована их возможная роль в процессе питания клещей внутри очина пера.

Список литературы

Данилов С. Н. 1987. Хелицеральные сенсиллы иксодового клеща *Hyalomma asiaticum*. Паразитология. 87 (1): 60—62.

Данилов С. Н. 1988. Строение хелицеральных сенсилл иксодовых клещей *Haemaphysalis punctata* и *Ixodes persulcatus*. Паразитология. 22 (5): 361—365.

Леонович С. А. 1994. Морфология специализированных сет придатков тела у краснотелковых клещей семейства Trombiculidae. Паразитология. 28 (6): 445—451.

Леонович С. А. 1998а. Пальпальный рецепторный орган гамазовых клещей (Mesostigmata, Gamasina). Паразитология. 32 (3): 258—263.

Леонович С. А. 1998б. Поисковые рецепторы кровососущих клещей отряда Parasitiformes. Паразитологический сборник. 34: 83—96.

Леонович С. А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука. 236 с.

Alberti G. 1998. Fine structure of receptor organs in oribatid mites (Acari). In: Arthropod biology: contributions to morphology, ecology and systematic. Biosystematics and Ecology Series 14. 27—77.

Alberti G., Coons L. B. 1999. Acari: Mites. In: Harrison F. W., Foelix R. F. (eds). Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 8C. Chelicerate Arthropoda. Wiley & Sons, Chichester. 515—1217.

Alberti G., Heethoff M., Norton R. A., Schmelzle S., Seniczak A., Seniczak S. 2011. Fine structure of the gnathosoma of *Archegozetes longisetosus* [corrected] *aoki* (Acari: Oribatida, Trhypochthoniidae). Journal of Morphology. 272: 1025—79.

Alberti G., Dabert J. 2012. Fine structure of the feather mite *Falculifer rostratus* (Buchholz 1869) (Acari, Falculiferidae). Gnathosoma, digestive system and supracoxal glands. Zoologica. 158: 1—150.

Alberti G., Kitajima E. W. 2014. Anatomy and fine structure of *Brevipalpus* mites (Tenuipalpidae) — Economically important plant-virus vectors. Zoologica. 160: 1—192.

Braet F., De Zanger R., Wisse E. 1997. Drying cells for SEM, AFM and TEM by hexamethyldisilazane: a study on hepatic endothelial cells. Journal of Microscopy. 186 (1): 84—87.

Bruce W. A., Kethley J. B., Kaliszewski M. J. 1993. Morphology of the gnathosoma of *Pyemotes tritici*: Cheliceral stylets and an associated cheliceral structure (Acari: Pyemotidae). International Journal of Acarology. 19: 127—136.

Coons L. B., Alberti G. 1999. Acari: Ticks. In: Harrison F. W., Foelix R. F. (eds). Microscopic anatomy of invertebrates. Vol. 8B. New York, Wiley—Liss. 267—514.

Di Palma A., Nuzzaci G., Alberti G. 2009. Morphological, ultrastructural and functional adaptations of the mouthparts in cheyletid mites (Acari: Actinedida: Cheyletidae). International Journal of Acarology. 35: 521—532.

Dunlop J. A., Alberti G. 2008. The affinities of mites and ticks: a review. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 46: 1—18.

Filimonova S. A., Mironov S. V. 2010. Functional morphology of the gnathosoma in the quill mite Syringophilopsis fringilla Fritsch (Acari: Prostigmata: Syringophilida). Zoologischer Anzeiger — A Journal of Comparative Zoology. 249: 165—180.

Goff M. J., Loomis R. B., Welbourn W. C., Wrenn W. J. 1982. A glossary of chigger terminology (Acari, Trombiculidae). Journal of Medical Entomology. 19: 221—238.

Hendricks S. A., Flannery M. E., Spicer G. S. 2013. Cophylogeny of quill mites from the genus Syringophilopsis (Acari: Syringophilidae) and their North American passerine hosts. Journal of Parasitology. 99 (5): 827—34.

Ivanov V. P., Leonovich S. A. 1983. Sensory organs. In: Balashov Yu. S. (ed.). An Atlas of Ixodid Tick Ultrastructure. Entomological Society of America Special Publication. 191—220.

Kethley J. B. 1971. Population regulation in quill mites (Acarina:Syringophilidae). Ecology. 52: 1113—1118.

Lee R. M. K. W., Craig D. A. 2009. Fine structure of the sense organs on the labella and labium of the mosquito *Aedes aegypti* (L.). The Open Entomology Journal. 3: 7—17.

Leonovich S. A., Dusbabek F. 1991. Pheromone receptive subsystem in ticks: correlation between stimulus conducting structures and evolution of behavior. In: Modern Acarology. SPB Publishers, the Hague. 53—58.

Liu T. P., Peng Ying-Shin. 1990. Palpal tarsal sensilla of the female mite, *Varroa jacobsoni* Oudemans (Acari: Varroidea). Canadian Entomologist. 122: 295—300.

Mironov S. V., Bochkov A. V. 2009. Modern conceptions concerning the macrophylogeny of acariform mites (Chelicerata, Acariformes). Entomological Review. 89: 975—992.

Nuzzaci G., Alberti G. 1996. Internal anatomy and physiology. In: Lindquist E. E., Sabelis M. W., Bruin J. (eds). Eriophyoid Mites — Their Biology, Natural Enemies and Control, Vol. 6. Elsevier, Amsterdam. 101—150.

Phillis III W. A. 2006. Ultrastructure of the chelicerae of *Dermanyssus prognephilus* Ewing (Acari: Dermanyssidae). International Journal of Acarology. 32: 85—91.

Skoracki M. 2011. Quill mites (Acari: Syringophilidae) of the Palaearctic region. Zootaxa. 2840: 1—415.

Skoracki M., Flannery M. E., Spicer G. S. 2008. Quill mites of the genus *Syringophilopsis* Kethley, 1970 (Acari: Syringophilidae) from North American birds. Folia Parasitologica. 55: 291—300.

Soares S. F., Louly C. C. B., Neves C. A., Marion-Poll F., Borges L. M. F. 2012. Detection of phytoecdysteroids by gustatory sensilla on chelicerae of the brown dog tick *Rhipicephalus sanguineus*. Physiological Entomology. 37: 241—249.

Soares S. F., Louly C. C., Marion-Poll F., Ribeiro M. F., Borges L. M. 2013. Study on cheliceral sensilla of the brown dog tick Ripicephalus sanguineus (Latreille, 1806) involved in taste perception of phagostimulants. Acta Tropica. 126: 75—83.

Sonenshine D. E. 2004. Pheromones and other semiochemicals of ticks and their use in tick control. Parasitology. 129: 405—425.

Wallade S. M., Rice M. J. 1977. The sensory nervous system of the adult cattle tick *Boophilus microplus* (Canestrini). Part III. Ultrastructure and electrophysiology of the cheliceral receptors. Journal of Australian Entomological Society. 453: 142—156.

Wallade S. M., Rice M. J. 1982. The sensory basis of tick feeding behaviour. In: Obenchain F. D., Galun R. (eds). Physiology of Ticks. Pergamon Press, Oxord. 71—118.

Yack J. E. 2004. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. Microscopy Research and Technique. 63: 315—337.

THE QUILL MITE *SYRINGOPHILOPSIS FRINGILLA* (FRITSCH) (ACARI: TROMBIDIFORMES: SYRINGOPHILIDAE): THE STRUCTURE OF RECEPTOR ORGANS PROVIDING FEEDING OF THE PARASITE INSIDE THE FEATHER QUILL

S. A. Leonovich, S. A. Filimonova

Key words: receptors, palps, stylet, electron microscopy, *Syringophilopsis fringilla*

SUMMARY

The structure of sensory organs situated on palps and inside the cheliceral stylet of the quill mite *Syringophilopsis fringilla* (Fritsch, 1958) was examined in scanning and transmitting electron microscopes. Eight sensilla of 3 types were revealed on palptarsus, including two contact chemo-mechanosensory sensilla, a single distant chemosensory (probably olfactory) sensillum, and 5 tactile mechanosensitive sensilla. All other sensilla situated on basal parts of the palp and on the outer surface of gnathosoma are represented by tactile mechanoreceptors. A proprioceptor sensillum was revealed in the movable digit of the chelicera; modified cilia of dendrites of 5 sensory neurons run in the inner non-sclerotized core of the stylet, ending at different levels as electron-dense rods connected with the sclerotized wall of the stylet. The authors assume that the proprioceptor sensillum of the stylet detects the pressing force of the movable digit on the inner wall of the quill during piercing process, while palpal sensilla determine the optimal place for piercing.